BULLETIN

DU

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ANNÉE 1969. — N° 6.

494e RÉUNION DES NATURALISTES DU MUSÉUM

16 octobre 1969

PRÉSIDENCE DE M. LE PROFESSEUR TH. MONOD

COMMUNICATIONS

LE MODE D'ALIMENTATION DES PREMIERS VERTÉBRÉS ET L'ORIGINE DES MÂCHOIRES

Par J. LESSERTISSEUR et D. ROBINEAU

I. — LES FAITS ET LES THÉORIES

Parmi les traits anatomiques qui permettent d'établir les plus grandes coupures systématiques à l'intérieur de la classe des Vertébrés, aucun ne semble plus fondamental que la présence ou l'absence de mâchoires articulées. Haeckel affirmait déjà qu' « il y a plus de différence entre les Cyclostomes et les Poissons qu'entre les Poissons et l'Homme » (cité par Vialleton, 1911, p. 594), et nul ne conteste aujourd'hui la valeur de la division des Vertébrés en deux sous-embranchements, généralement dits « Agnathes » et « Gnathostomes », correspondant à cette distinction [1].

Entre ces deux groupes, aucun intermédiaire, actuel ou fossile, n'est connu. Aussi, le problème de l'origine des mâchoires présente-t-il à la fois un intérêt capital et une difficulté extrême. Pour tenter de l'exposer, nous ferons appel

1. Certains considèrent comme plus fondamentale encore la structure branchiale : dans ce cas, les termes d' « Entobranchiates » et d' « Ectobranchiates » sont préférés. Mais les groupes ainsi définis recouvrent pratiquement ceux d' « Agnathes » et de « Gnathostomes » : l'évolution des mâchoires n'est d'ailleurs qu'un cas particulier de l'évolution d'un type d'arc branchial.

à tout le faisceau des sciences connexes : anatomie, paléontologie, embryologie, physiologie, écologie, éthologie, dont la conjonction peut seule permettre de cerner un phénomène organique dans sa totalité.

En vertu du principe des corrélations [1], on est en effet en droit de considérer toute forme organique comme la projection matérielle d'un réseau de relations fonctionnelles ou encore, comme l'écrit SNODGRASS (1935), comme une « adaptation plastique, physique, au travail à accomplir ». C'est pourquoi cette étude sur l'origine des mâchoires sera précédée et accompagnée de considérations physio-écologiques sur le mode d'alimentation des premiers Vertébrés. Nous prendrons soin en même temps de ne pas nous priver de la richesse et de la rigueur du témoignage morphologique : entre l'esprit de CUVIER et celui d'E. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, on se gardera bien de choisir : les mâchoires sont *à la fois* un arc branchial transformé et un organe préhenseur d'aliments.

Ajoutons que, bien entendu, seules nous intéresseront ici les mâchoires primitives, dont les éléments (essentiellement palato-carré et cartilage de Meckel) se constituent précocement chez tous les Gnathostomes. Que des éléments supplémentaires (os dermiques, dents...) viennent s'y ajouter secondairement, que même ils finissent par oblitérer ou par supplanter certains des premiers, on n'en traitera pas ici. Cette distinction entre « mâchoires primaires » et « mâchoires secondaires », dont l'importance ne fut reconnue que tardivement (ce qui n'a pas peu contribué à retarder la claire position du problème), devait au moins être rappelée au seuil de cette étude.

Mode d'alimentation primitif des Vertébrés

Selon une conception assez ancienne, soutenue encore à l'heure actuelle, par exemple par SCHMALHAUSEN (1968), les Cordés primitifs étaient des formes nectoniques actives. Les Vertébrés constituent l'aboutissement naturel de l'évolution de ces animaux, tandis que les Tuniciers sont des êtres dégénérés. La thèse opposée, mise en avant par GARSTANG (1928), postule au contraire que le Cordé primitif était un animal benthonique sessile, un « Prétunicier », dont la larve nageuse, néoténique, a été à l'origine des Vertébrés. Ces deux théories diffèrent fondamentalement quant à leur conception des premiers Cordés, mais non en ce qui concerne la morphologie de l'ancêtre des Vertébrés, puisqu'elles aboutissent l'une et l'autre à cet égard au même schéma d'une forme nectonique, adulte pour l'une, larvaire pour l'autre. Cet ancêtre ne nous est évidemment pas connu. Grâce à l'Amphioxus (*Branchiostoma*, *Asymmetron*), il nous est cependant permis de l'imaginer avec assez de vraisemblance. L'Amphioxus se place en effet, selon la conception la plus courante, à l'extrémité d'un petit rameau collatéral, détaché précocement de cette lignée d'animaux actifs. Son étude peut donc nous donner des renseignements très précieux et nous permettre de nous faire une idée de ses lointains ancêtres, qui furent aussi, très vraisemblablement, ceux des Vertébrés.

Bien qu'ayant dans l'ensemble très peu évolué, l'Amphioxus (fig. 1) présente un certain nombre de caractères ne pouvant se comprendre que comme des spécialisations en rapport avec son mode de vie, très sédentaire. L'aspect géné-

1. Ou plutôt du « principe des conditions d'existence ». Nous savons bien que toute explication par une « raison suffisante » a un relent de finalisme, mais tel est le caractère particulier des phénomènes de la vie !

ral du corps, en forme de lancette pointue à ses deux extrémités (d'où les termes « Amphioxus » et « Lancelet »), ainsi que la dissymétrie marquée de son anatomie, s'interprètent avec plus de vraisemblance comme des adaptations particulières à la vie sur le fond et au fouissage que comme l'héritage d'un stade ancestral nageur actif. Le têtard ascidien nous suggère sans doute une meilleure image de la forme primitive. Le mode d'alimentation de l'Amphioxus est trop connu pour que nous l'exposions ici en détail. Rappelons seulement qu'il se nourrit de micro-organismes et de débris végétaux en suspension dans l'eau (régime microphage). L'animal n'a pas à faire d'effort de capture, c'est le courant d'eau respiratoire, déterminé par les battements des cils pharyngiens, qui apporte, en même temps que l'oxygène, les particules alimentaires. Celles-ci sont retenues sur la face interne du pharynx par une mince nappe de mucus sécrété par l'endostyle.

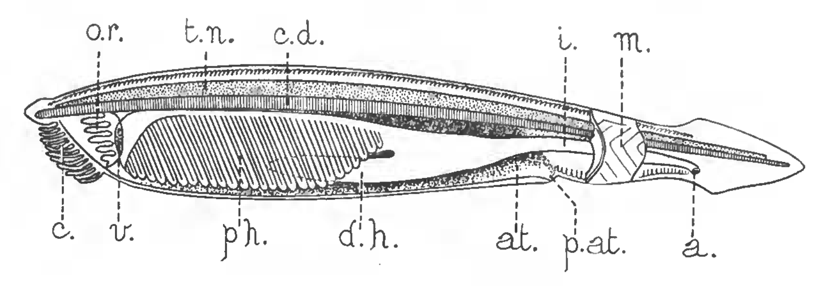


Fig. 1. — Amphioxus (*Branchiostoma*), morphologie générale. Vue latérale. Le tégument et les muscles ont été réséqués (d'après Wischnitzer, 1967).
a., anus ; at., atrium ; c., cirres buccaux ; c.d., corde dorsale ; d.h., diverticule hépatique ; i., intestin ; m., myomères ; o.r., organe rotateur ; p.at., pore atrial ; ph., pharynx ; t.n., tube neural ; v., velum.

L'alimentation de type microphage utilisant des mouvements ciliaires, est le fait, dans la nature actuelle, de formes en général sessiles ou sédentaires et semble bien adaptée à ce mode de vie. L'action ciliaire en effet, capable de créer un courant d'eau continu, ne paraît pas à même d'en faire varier, de façon importante, le débit et donc d'assurer de manière satisfaisante les besoins alimentaires et respiratoires d'une forme active. Si les ancêtres de l'Amphioxus étaient bien les êtres nageurs, même peu actifs, que nous imaginons, il nous semble vraisemblable de penser, avec Schmalhausen (1968), qu'une action musculaire [1] complétait ou remplaçait l'action ciliaire. A moins que, comme le suppose Sewertzoff (1931) pour son *Acrania primitiva*, les déplacements de l'animal n'aient constitué une compensation suffisante en déterminant un courant d'eau plus intense. Dans cette optique, l'énorme développement du pharynx branchial de l'Amphioxus peut s'interpréter comme une spécialisation en rapport avec la perte de cette action musculaire. Sewertzoff n'attribue que vingt fentes branchiales à son *Acrania primitiva*, alors que l'Amphioxus possède environ quatre-vingt-dix paires de fentes branchiales primaires (c'est-à-dire séparées par des septes).

Qu'elle soit apparue dès ce stade ou plus tardivement, l'action musculaire branchiale a eu une importance considérable. Le courant d'eau produit par le

1. Il existe une musculature branchiale chez l'Amphioxus, mais elle disparaît à la métamorphose (Drach, 1948, p. 943).

battement de cils, ne pouvant varier que dans d'étroites limites, impose en effet une double limitation de taille et d'activité [1]. Le premier effet de l'action musculaire fut de lever cette double hypothèque [2].

Une pompe aspirante et foulante exige deux valvules : la première était le velum, la seconde pouvait se situer, soit au niveau des fentes branchiales, soit au niveau de l'orifice atrial (l'atrium est comparable à l'opercule des Poissons, et son pore à l'orifice de la cavité operculaire).

Dans la nature actuelle, la larve de la Lamproie, l'Ammocète (fig. 2), nous offre l'exemple d'un animal microphage utilisant une telle pompe. Le courant d'eau contenant les particules alimentaires est induit par des contractions périodiques de la musculature pharyngienne (Newth, 1930). Les deux replis vélaires, outre leur rôle de valvule, contribuent à cette action et peuvent parfois assurer seuls, durant une courte période, la production du courant. Dans

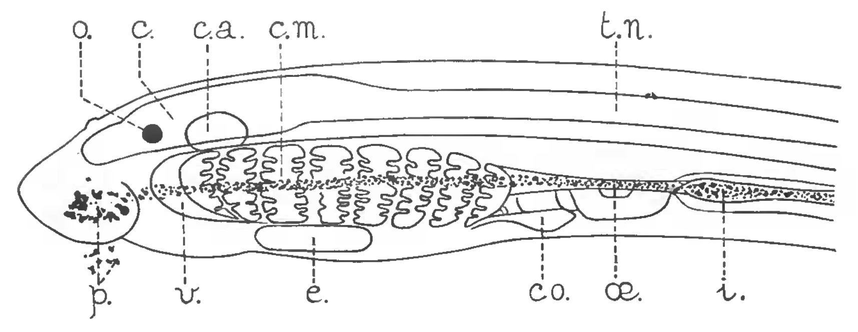


Fig. 2. — Jeune larve Ammocète : mode d'alimentation et morphologie de la région antérieure. Vue latérale (d'après Young, 1950, modifié).
c., cerveau ; c.a., capsule auditive ; c.m., cordon muqueux occupant le centre du pharynx et contenant les particules nutritives ; co., cœur ; e., endostyle ; i., intestin ; o., œil ; œ., œsophage ; p., particules nutritives ; t.n., tube nerveux ; v., velum.

le pharynx, les particules alimentaires sont retenues par du mucus, mais suivant des modalités différentes de celles de l'Amphioxus. Chez ce dernier, une mince nappe de mucus recouvre partiellement la face interne du pharynx et la « filtration muqueuse » s'effectue à proximité des fentes branchiales. Au contraire, sur l'Ammocète, les particules alimentaires sont captées à l'entrée du pharynx ; les seules formations ciliées qui persistent sont celles servant à manier le mucus. Celui-ci, sécrété par l'endostyle, glande compacte située dans le plancher du pharynx [3], parvient, grâce à une courte bande ciliaire longitudinale, aux deux sillons circumpharyngiens. Il en est chassé par les battements des deux replis vélaires et passe dans le courant d'eau respiratoire, formant un réseau de fils qui s'unissent en un cordon, occupant l'axe de la cavité pharyngienne. On ne sait pas comment s'établit ce cordon à partir des fils de mucus : il est vraisemblable que le courant d'eau est animé d'un mouvement rotatoire

1. Chez l'Amphioxus, le nombre de fentes branchiales croît à mesure que l'animal grandit, mais la surface filtrante et respiratoire ne s'accroît qu'au carré, tandis que le volume du corps s'accroît au cube, des dimensions linéaires (dans le cas d'un accroissement homothétique).

2. Les mécanismes respiratoire et alimentaire étant étroitement liés chez les formes microphages, nous ne pensons pas que « the respiratory movements of a fish were first introduced to provide food rather than oxygen » (Young, 1930, p. 113), et cela même en tenant compte de la respiration cutanée.

3. Chez l'adulte, l'endostyle se transforme en la thyroïde.

déterminé par les cils œsophagiens ou le repli longitudinal dorsal cilié (NEWTH, 1930).

Ce transfert de la « filtration muqueuse » à l'entrée du pharynx nous paraît particulièrement important. Les fentes branchiales ne participent que fort peu à la filtration : elles sont devenues essentiellement des conduits évacuateurs de l'eau. Cette méthode d'alimentation constitue une étape presque obligatoire entre le mode d'alimentation de type Amphioxus et le système de filtration mécanique. Ce fait permettra ultérieurement une diminution du nombre des arcs, réduction permise par l'apparition de lames branchiales, augmentant de façon considérable la surface respiratoire. De plus, l'amplitude des mouvements pharyngiens peut alors s'accentuer sans inconvénients. L'Ammocète nous offre l'image d'une méthode d'alimentation microphage qui a pu être utilisée par les premiers Vertébrés. Le rôle du mucus est encore fondamental, car il permet de capter les particules alimentaires les plus infimes. Pour retenir celles-ci, un simple crible mécanique devrait posséder des mailles extrêmement fines, à l'échelle des particules microscopiques ingérées, ce qui paraît incompatible avec la filtration aisée de grandes quantités d'eau.

Modes d'alimentation des Cyclostomes

Les Cyclostomes adultes actuels utilisent des méthodes d'alimentation hautement spécialisées. Les Lamproies se fixent par leur ventouse buccale sur les Poissons supérieurs, râpent leur chair à l'aide de leur langue cornée et se nourrissent principalement du sang de leurs victimes. Les Myxines sont plutôt nécrophages ; elles pénètrent à l'intérieur des Poissons morts ou malades et les dévorent de l'intérieur, grâce à des plaques dentaires cornées, situées dans le plancher de la bouche sur l'animal au repos, mais faisant saillie à l'extérieur lorsqu'il s'alimente. Elles se nourrissent aussi parfois de vers marins (GUSTAFSON, 1935).

Les procédés d'alimentation des Cyclostomes fossiles, les Ostracodermes, ne nous sont évidemment pas connus. Pour chaque groupe, diverses hypothèses ont vu le jour, abandonnées ou modifiées au fur et à mesure que progressait la connaissance de l'anatomie de ces animaux, ainsi que de la physiologie et de l'écologie des formes ichthyennes actuelles. Ainsi, quelques auteurs ont supposé (GREGORY, 1946, pour les Ostéostracés ; HEINTZ, 1958, pour les Anaspidés) que certaines formes se nourrissaient, comme l'Amphioxus, à l'aide de courants ciliaires. Mais les Ostracodermes étaient trop gros et trop actifs pour utiliser une telle méthode, très certainement abandonnée dès l'apparition des premiers Vertébrés. Le courant d'eau respiratoire était très vraisemblablement induit, comme chez les Cyclostomes actuels, par le relâchement des muscles branchiaux [1], qui suivait leur contraction lors de l'expiration. Le velum pouvait éventuellement, dans certains cas, jouer un rôle important, comme chez les Myxines. Le fait important est que seule la phase expiratrice est active. Dans ces conditions, la succion créée lors de l'inspiration était relativement faible. Ceci constitue un grave handicap pour des formes sans mâchoires généralement dépourvues de tout appareil de préhension (sauf certains Ptéraspides) et leur interdit pratiquement toute vie prédatrice.

Dans un autre domaine, l'étude expérimentale en soufflerie de modèles de

1. Grâce à l'élasticité de la corbeille branchiale.

Poissons, inaugurée par Harris en 1936, permet d'éliminer certaines hypothèses concernant le mode d'alimentation de quelques Ostracodermes. L'action d'une nageoire caudale hétérocerque est de produire un tangage négatif, tendant à élever la queue, et donc de projeter l'animal vers le fond. Cet effet est compensé chez les Requins par le développement des nageoires pectorales [1] qui, situées en avant du centre de gravité, déterminent un tangage positif. Inversement, l'effet d'une nageoire hypocerque (Ptéraspides, Anaspides) est un tangage positif qui, lors de la progression, provoque une montée (Harris, 1936 ; Kermack, 1943). Ces faits rendent tout à fait invraisemblable une alimentation sur le fond des Anaspides (Bystrow, 1956 ; Parrington, 1958) et des Ptéraspides (White, 1935).

Nous allons maintenant passer rapidement en revue, en nous en tenant aux plus plausibles, les diverses hypothèses émises, concernant le mode d'alimentation des différents Ostracodermes.

Ostéostracés (fig. 3 et 23)

Le bouclier céphalique, aplati du dos au ventre, la narine et les yeux dorsaux, la bouche ventrale, semblent indiquer que ces animaux, bien que possédant des capacités natatoires non négligeables (Heintz, 1967), vivaient et se nourrissaient principalement sur le fond. Leur nourriture était peut-être constituée par les matières organiques de

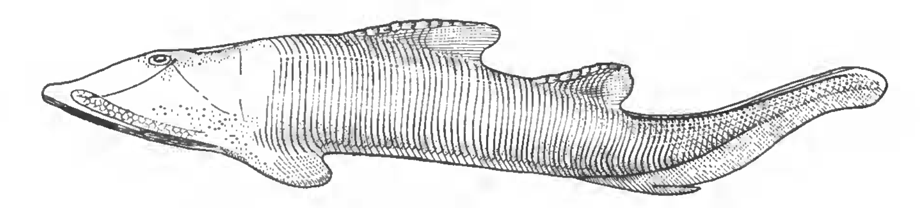


Fig. 3. — *Aceraspis* (Ostéotracé), reconstitution en vue latérale (d'après Heintz, *in* Stensiö, 1964).

la boue et (ou) par de petits invertébrés peu actifs (Stensiö, 1964). Il existait au niveau de chaque compartiment branchial un muscle constricteur (Stensiö, 1964). Le relâchement synchrone de ces muscles pouvait assurer la succion de la boue, mais un mécanisme beaucoup plus efficace aurait été réalisé s'ils avaient eu pour fonction de mettre en mouvement le plancher de la cavité oralobranchiale (Denison, 1961). La bouche ne possédait vraisemblablement qu'un rôle de valvule, s'ouvrant lors de l'aspiration et se fermant lors du refoulement. Il y avait chez certaines formes, au niveau de chaque orifice branchial externe, un repli cutané qui fonctionnait comme un petit clapet assurant la fermeture ou l'ouverture de l'orifice (Stensiö, 1964). La présence d'un système de filtrage mécanique destiné à retenir la boue dans le pharynx est probable. On peut penser qu'il était constitué par des sphincters et (ou) des branchicténies.

Anaspidés (fig. 4)

Leur corps comprimé latéralement et fusiforme donne à penser, de prime abord, qu'il s'agit d'animaux actifs. La bouche a d'abord été reconstituée comme une fente transversale limitée par des plaques dermiques capables de mordre (Kiaer, 1924). Mais, plus récemment, elle a été figurée indépendamment par Heintz (1958), Parrington (1958) et Stensiö (1958, 1964) sous forme d'une ouverture ronde ou verti-

1. Et par l'élargissement de la partie antérieure du corps chez les Ostéostracés.

calement ovoïde, bordée de tissu mou. Cette bouche, plutôt petite, ne permet guère de supposer, comme l'avait fait Moy-Thomas (1939) qu'ils se nourrissaient de plancton. Kiaer (1924) a décrit sur *Pharyngolepis* une « plaque mandibulaire » médiane exosquelettique portant de petits tubercules en forme de dents, qui à son avis limitait partiellement, du côté ventral, l'orifice buccal. Stensiö (1964) pense que cette « plaque mandibulaire » devait être située à l'intérieur de la cavité buccale et faire partie d'une « langue » râpeuse. Il considère comme probable la présence d'une telle « langue » chez tous les Anaspidés, hypothèse en accord avec l'absence de branchies antérieures. La cavité buccale s'étendait très loin en arrière ; elle était limitée par un velum. La musculature viscérale antérieure s'était peut-être déjà différenciée en muscles linguaux et oraux.

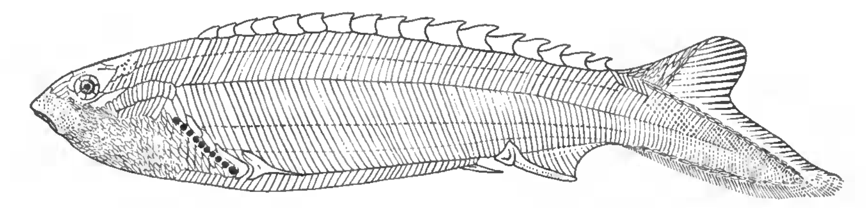


Fig. 4. — *Pterolepis* (Anaspidé). Reconstitution en vue latérale (d'après Stensiö, 1964).

Dans ces conditions, une alimentation semblable à celle des Lamproies semble indiquée, bien qu'il paraisse improbable que les Anaspidés aient été aussi étroitement spécialisés dans le sens du parasitisme que les Lamproies (Denison, 1961).

Hétérostracés

Les Hétérostracés comprennent deux types morphologiques principaux. De petits êtres fusiformes (ex. Ptéraspides : fig. 5) et des formes très certainement benthoniques, au corps aplati dorso-ventralement, comparable à celui des Raies (ex. Drépanaspides, Amphiaspides, Turiniides). Ils possédaient en général un rostre plus ou moins pro-

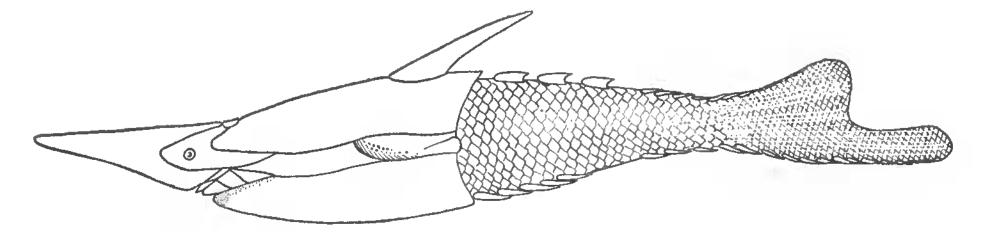


Fig. 5. — *Pteraspis* (Hétérostracé). Reconstitution en vue latérale (d'après White, *in* Stensiö, 1964).

noncé, surplombant l'orifice oral. Celui-ci, transversal, occupe donc une position ventrale, sauf chez le Ptéraspide *Doryaspis*, où il se trouve secondairement du côté dorsal[1]. Les branchies s'ouvraient à l'extérieur par un orifice unique. Stensiö (1964) pense que ces animaux présentaient un mécanisme respiratoire de type myxinoïde (le courant d'eau était créé principalement par le battement du velum). Chez les Ptéraspides et les Cyathaspides, la bouche était bordée postérieurement par une rangée de plaques orales (fig. 6). Ces plaques, reliées seulement par de la peau, étaient mobiles et pouvaient fonctionner à la manière d'une mandibule primitive. Comme elles pos-

1. Par suite de l'allongement en une longue épée des plaques orales.

sèdent des crêtes et des tubercules de dentine, on leur a attribué une fonction mordicatrice ou broyeuse (Kiaer, 1924 ; Stensiö, 1964). Il est plus plausible de croire, avec Denison (1961) que la rangée de plaques orales ne pouvait former éventuellement qu'un faible organe destiné à saisir ou à retenir. White (1935) a suggéré que les plaques orales pouvaient être protractées et avaient le rôle d'une pelle servant à prélever la boue du fond. Mais nous avons vu que l'action d'une nageoire hypocerque rend improbable un tel mode d'alimentation. Il faut donc conclure, avec Kermack (1943) que les Ptéraspides étaient des nageurs de surface [1]. On peut penser que, lorsqu'ils nageaient, le rostre émergeait et son poids pouvait compenser, par un tangage négatif, le tangage positif déterminé par la nageoire caudale hypocerque. Dans ces conditions, la bouche aurait été à fleur d'eau et l'animal aurait pu ainsi absorber de petits êtres vivant près de la surface.

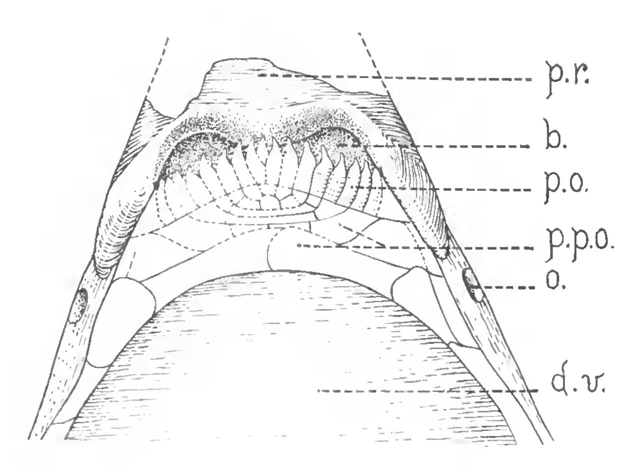


Fig. 6. — *Althaspis* (Hétérostracé). Reconstitution de la partie antérieure du bouclier ventral, vue inférieure (d'après Stensiö, 1964).
b., bouche ; d.v., disque ventral ; o., orbite ; p.o., plaques orales ; p.r., plaques rostrales ; p.p.o., plaques post-orales.

Pour ce qui est des formes aplaties, visiblement benthoniques, l'action de la caudale hypocerque pouvait leur permettre de décoller du fond pour changer rapidement de place. On peut envisager pour elles une nourriture constituée de petits Invertébrés. Les Amphiaspides sont par exemple associés à une faune peu nombreuse d'Ostracodes, de Gastéropodes et de Lingules (Obrutchev, 1967).

Les méthodes d'alimentation pratiquées par les Cyclostomes fossiles étaient donc assez variées [2]. Par contre, leurs possibilités de prédation étaient pratiquement nulles : d'une part, parce que l'inspiration de l'eau était très vraisemblablement passive, due à l'élasticité des arcs branchiaux lors du relâchement des muscles respiratoires, et la succion ainsi créée relativement faible ; d'autre part, parce qu'à l'exception des Ptéraspides, ils ne possédaient aucun mécanisme de préhension.

1. Il est à noter que *Polyodon*, qui présente une forme générale analogue à celle des Ptéraspides, et qui s'alimente sur le fond, possède une queue hétérocerque.
2. On ne sait rien du mode d'alimentation possible des Thélodontes (sans doute benthoniques). Signalons aussi l'intéressante forme énigmatique *Palaeospondylus* Traquair, 1890, du Dévonien moyen d'Écosse, généralement classé comme Agnathe *incertae sedis*, mais peut-être larve (?) d'Elasmobranche ou d'Arthrodire.

Premières interprétations de la nature des mâchoires

La formation des mâchoires est corrélative d'un changement radical du mode d'alimentation primitif. Il s'agit pour l'animal de capturer et de retenir, au moyen d'un système de pinces, des proies ou des masses alimentaires plus volumineuses qui seront ingérées, de passer d'un régime microphage, qui limitait la taille et la mobilité de l'animal et l'obligeait à consacrer à sa nutrition une énorme partie de son activité, à un régime macrophage, permettant d'absorber d'un seul coup une grande quantité de nourriture. Pour cela, un remaniement complet de la morphologie de la partie antérieure de l'appareil digestif-respiratoire était nécessaire. C'est ici que les documents nous manquent pour comprendre cette transformation, et qu'il faut donc faire appel à l'imagination, soutenue par la connaissance précise des dispositifs morphologiques. Il semble exclu, on l'aura compris, que les Gnathostomes dérivent d'aucune forme connue d'Agnathes actuels ou fossiles, chez lesquels, on l'a vu, le même problème fut éventuellement abordé par des spécialisations tout à fait différentes. C'est donc l'anatomie de formes préichthyennes inconnues qu'on doit tenter de reconstituer.

Il nous semble intéressant au préalable de rappeler sommairement par quelles démarches on en est arrivé dans la première moitié du XIXe siècle à une interprétation satisfaisante de la nature des mâchoires [1].

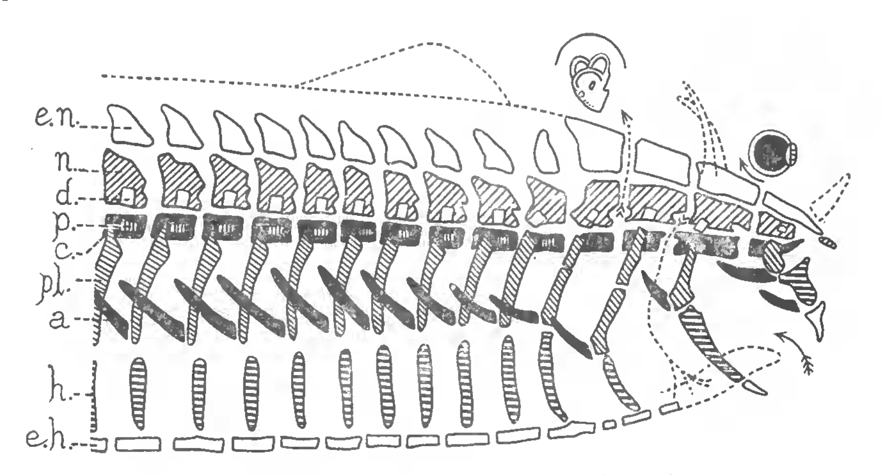


FIG. 7. — L'archétype du squelette des Vertébrés (d'après OWEN, *in* RUSSELL, 1916).
a., appendice ; c., centrum ; d., diapophyse ; e.h., épine hémale ; e.n., épine neurale ; h., hémapophyse ; n., neurapophyse ; p., parapophyse ; pl., pleurapophyse.

Suivant la conception « philosophique » de l'anatomie alors en vigueur, illustrée en France dès la fin du XVIIIe siècle par E. GEOFFROY SAINT-HILAIRE (et qui diffère profondément de la conception « fonctionnelle » de LAMARCK ou de CUVIER), tout organe est considéré formellement comme unité anatomique indépendante de sa fonction, et défini essentiellement par ses connexions avec les autres organes. Quelle place les mâchoires occupent-elles dans le « plan général » de l'organisme ?

1. L'essentiel de cet historique est emprunté à l'ouvrage de RUSSELL (1916), où l'on trouvera les références bibliographiques anciennes.

Suivant les naturalistes philosophes, le plan de tout organisme répond, sous une apparente complexité, à certains principes simples de symétrie, d'ordre et de répétition. Par exemple, pour prendre la théorie d'un des plus célèbres, R. OWEN (qui n'est qu'une variante de l'idée généralement admise à l'époque), le squelette des Vertébrés peut être compris comme une série de vertèbres typiquement semblables, composées chacune d'un certain nombre d'éléments pairs ou impairs semblablement disposés (arc neural et son épine, corps vertébral, arc hémal et son épine, diverses apophyses et appendices). Il s'agit, sous la diversité des apparences, d'identifier ces éléments (fig. 7).

Le crâne étant ainsi, suivant l'intuition première de GŒTHE, constitué de vertèbres (quatre pour OWEN), les mâchoires inférieure et supérieure appartiennent aux deux plus antérieures d'entre elles, respectivement la vertèbre frontale et la nasale. Elles en représentent les éléments distaux ou inférieurs, hémapophyses et épines hémales (cf. tableau I), et équivalent donc en particulier aux côtes, tout comme d'ailleurs les éléments extrêmes de l'hyoïde, qui leur fait suite dans la série. D'autres théoriciens de l'époque, en particulier L. OKEN, préfèrent y voir des appendices (comme chez les Arthropodes). Pour fantaisistes que nous paraissent ces assimilations, c'est de là qu'est partie notre compréhension de la nature des mâchoires.

Tableau I. — Composition des quatre vertèbres crâniennes des Vertébrés (selon OWEN)

Vertèbres crâniennes (d'après OWEN, 1848, p. 165)

VERTÈBRES	OCCIPITALE	PARIÉTALE	FRONTALE	NASALE
Centra	Basioccipital	Basisphénoïde	Présphénoïde	Vomer
Neurapophyses	Exoccipital	Alisphénoïde	Orbitosphénoïde	Préfrontal
Épines neurales	Supraoccipital	Pariétal	Frontal	Nasal
Parapophyses	Paroccipital	Mastoïde	Postfrontal	(absent)
Hémapophyses	Coracoïde	Cératohyal	Articulaire	Maxillaire
Pleurapophyses	Scapulaire	Stylohyal	Tympanal	Palatal
Épines hémales	Épisternum	Basihyal	Dentaire	Prémaxillaire
Appendices	Membre ant. ou nageoire	Branchiostèges	Opercule	Ptérygoïde et Zygoma

Ces considérations, fondées uniquement sur l'observation des organismes adultes, devaient laisser peu à peu la place à des informations nouvelles, tirées de l'étude du développement individuel. C'est au début du XIX[e] siècle en effet que l'on prend conscience de l'intérêt de l'embryologie pour l'interprétation des formes vivantes. Pour les uns, l'embryon est censé passer, au cours de son évolution, par une série de stades correspondant un à un aux étapes successives d'une « échelle des êtres » (développement parallèle : MECKEL, SERRES) ;

pour d'autres, il représente une forme généralisée, un type commun, à partir duquel l'adulte se construit peu à peu en se diversifiant et en se particularisant (développement divergent : von Baer) : la notion d'archétype embryologique se substitue ainsi peu à peu à celle d'archétype anatomique. Dans l'une et l'autre hypothèses, on voit quelle est l'importance de l'étude de l'embryon pour la recherche des homologies et des affinités.

Le premier embryologiste à avoir clairement reconnu la vraie nature des mâchoires semble avoir été Rathke (1832-33), dans un travail sur le développement de la Blennie. Dans ce travail, il établit l'homologie sérielle de la mandibule et du « carré » (palato-carré) avec l'hyoïde et avec les arcs branchiaux, homologie qu'il généralise ensuite aux autres Vertébrés. Une difficulté subsiste cependant. Vers la même époque (1828), K. G. Carus, au milieu d'autres considérations tout à fait fantaisistes, avait distingué trois sortes d'éléments osseux : le *dermatosquelette*, ou squelette pariétal, le plus externe ; le *splanchnosquelette*, ou squelette viscéral, développé autour du tube digestif ; le *neurosquelette*, ou squelette neural, autour du système nerveux. Rathke, sous l'influence des idées dominantes, croit encore que les pièces squelettiques arcuales les plus antérieures sont homologues des côtes ; il admet que mâchoires et hyoïde se développent, comme les côtes, dans le feuillet « séreux » (nous dirions aujourd'hui : la pariétopleure), et qu'elles appartiennent donc au dermatosquelette [1], tandis que les « vrais » arcs branchiaux sont formés dans le feuillet « muqueux » (la splanchnopleure) et appartiennent donc au splanchnosquelette [2] : l'homologie est donc, en ce sens, imparfaite.

Telle semble avoir été la première occasion historique à laquelle s'est trouvé posé l'embarrassant problème des rapports entre neurocrâne et splanchnocrâne, entre somatomérie et branchiomérie.

Quoi qu'il en soit, la véritable signification de l' « arc mandibulaire » put dès lors être reconnue : il est le plus antérieur d'une suite d' « arcs viscéraux » (le terme est de Reichert, 1837) sériellement homologues ; à l'arc mandibulaire fait suite l'arc hyoïdien, à celui-ci, les arcs branchiaux proprement dits. Mais de nombreuses difficultés subsistent, qui seront patiemment abordées et réduites (dont certaines, on le verra, demeurent mal résolues). Problèmes particuliers : nombre, disposition et homologies des éléments constitutifs de ces arcs (en particulier chez les Vertébrés sans mâchoires et dans les Classes à respiration aérienne, dépourvues de branchies), superposition au squelette enchondral typique d'éléments osseux « accessoires » d'origine dermique et, subséquemment, signification de la mandibule des Mammifères (problème posé par Kölliker en 1850) ; problèmes généraux aussi : remplacement de la théorie vertébrale du crâne par une théorie segmentaire plus souple, rapports entre la segmentation viscérale et la segmentation somitique... Ces questions sont aujourd'hui trop connues, et aussi trop nombreuses et trop complexes, pour être même esquissées ici. On les évoquera, dans la mesure nécessaire, au fil de l'exposé.

Bornons-nous à constater, pour conclure cet historique, que les hypothèses

1. Le terme « dermatosquelette » n'est donc pas synonyme de ce que nous nommons « dermosquelette ». La distinction entre os de cartilage et os de membrane était pourtant déjà reconnue par plusieurs anatomistes (depuis Nesbitt, 1731 !), mais on n'y attachait pas alors la même importance qu'aujourd'hui. C'est Kölliker (1849) qui devait le premier lui donner toute sa valeur, combattu d'ailleurs par Rathke.

2. Un autre argument est que mâchoire et hyoïde sont en connexion avec les « vertèbres » (crâniennes), comme des côtes, tandis que les arcs branchiaux en sont indépendants.

des morphologistes « transcendantalistes », qui avaient rendu de si éminents services en posant tant de problèmes jusqu'alors inaperçus, survécurent longtemps à des découvertes qui eussent dû logiquement les ruiner, et qu'elles devinrent dès lors un véritable obstacle au progrès de la science. De grands anatomistes, jusqu'à la fin du XIXe siècle et au delà, demeurent embarrassés dans la théorie vertébrale du crâne. Plus près de notre objet, DOHRN en 1875 admet encore que les arcs viscéraux sont des côtes et se forment dans le feuillet pariétal ; et GEGENBAUR lui-même soutient, comme OKEN, que les arcs viscéraux et les membres sont un même type de structure, puisqu'il fait dériver les membres pairs d'arcs branchiaux déplacés vers l'arrière. N'est-ce pas d'ailleurs là un cas particulier d'une loi générale ? Les idées, comme les hommes, ne veulent pas mourir...

La théorie transformiste, en sommeil depuis le XVIIIe siècle (mais non pas oubliée, il s'en faut de beaucoup) fut brusquement réveillée par DARWIN en 1859. Elle devait donner aussitôt à tous les problèmes anatomiques une dimension nouvelle : le temps, et une possibilité nouvelle : la paléontologie [1]. Ainsi, dans le mouvement général des sciences de la vie, notre problème de la « nature » des mâchoires se trouve tout naturellement transposé en celui de l' « origine » des mâchoires. Il cesse d'être un problème théorique, idéal, un sujet de controverses pour philosophes, pour devenir un problème réel, concret, historique. LAMARCK et GEOFFROY SAINT-HILAIRE vont prendre, chacun à sa manière, leur revanche sur CUVIER.

Les arcs viscéraux

Suivant l'hypothèse généralement admise, et que nous avons retenue ici, les Vertébrés descendent d'un ancêtre ressemblant grossièrement à un *Amphioxus* simplifié et symétrique, menant une vie plus ou moins active, nectonique ou benthonique, et se nourrissant de particules microscopiques. Pour ce qui nous intéresse, cet ancêtre aurait possédé une bouche terminale immobile, sans doute pourvue de cirres tactiles et armée d'un anneau pseudo-cartilagineux, et un long pharynx perforé d'un assez grand nombre de fentes viscérales (on peut admettre, une vingtaine), séparées les unes des autres par des cloisons (dépourvues de lames branchiales), soutenues par des baguettes cartilagineuses indivises et possédant peut-être déjà des muscles constricteurs propres. Les fentes pouvaient s'ouvrir, soit directement à l'extérieur, soit dans un atrium commun lui-même perforé postérieurement. L'eau entrant par la bouche ressortait ensuite à travers les fentes par les mouvements de cils et (ou) de muscles. Les fonctions nutritive et respiratoire s'exerçaient ainsi conjointement : tandis que les particules capturées poursuivaient leur trajet dans l'intestin, l'eau, traversant la cage pharyngienne, permettait l'oxygénation du sang, qui circulait à travers les arcs viscéraux dans des anses vasculaires tendues entre une aorte ventrale sous-pharyngienne et une aorte dorsale sous-chordale.

C'est directement à partir de ce stade (Protocraniote de SEWERTZOFF ou Éocraniote de STENSIÖ : fig. 8 et 9), et non à partir des formes connues d'Agnathes, qu'il faut raisonner. La paléontologie ne nous fournit pas de preuves formelles de son existence : il est évident que des restes d'Acraniens, pratiquement dépour-

1. C'est E. GEOFFROY SAINT-HILAIRE qui, dans son mémoire sur les Crocodiles (1831), semble avoir interprété le premier les fossiles dans un sens transformiste.

vus de squelette osseux, ne peuvent être que rares, mal conservés et d'interprétation douteuse. Si on exclut *Aeniktozoon*, du Ludlow (Gothlandien) d'Écosse, dont l'organisation est tout à fait énigmatique, deux formes fossiles seulement ont été considérées comme telles : l'une, *Jamoytius*, également du Gothlandien d'Écosse, est presque certainement (d'après Stensiö et d'après Ritchie) un Anaspidé, en tout cas un Agnathe [1] ; l'autre, *Scaumenella*, du Dévonien supérieur du Canada, est trop mal connue pour qu'on puisse se prononcer avec certitude, et elle n'apporte pratiquement aucun renseignement sur notre sujet, si ce n'est l'existence probable d'une douzaine au moins d'arcs branchiaux.

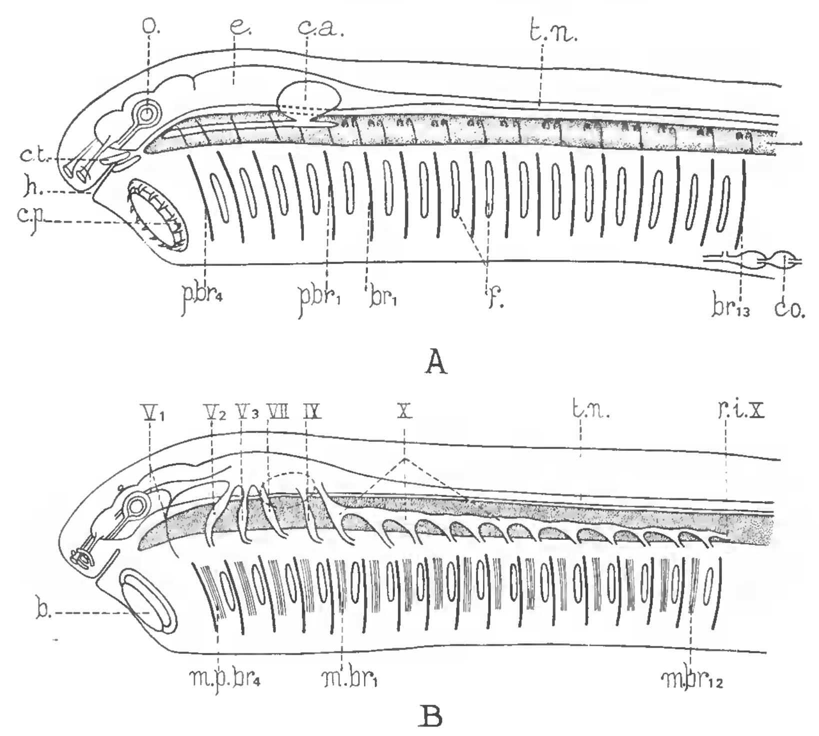


Fig. 8. — Protocraniote, deux reconstitutions partielles : en A, il manque les ganglions nerveux viscéraux et les muscles arcuaux ; en B, il manque les cartilages crâniens et vertébraux (d'après Sewertzoff, *in* Corsy, 1933).

b., bouche ; br 1 à 13, arcs branchiaux 1 à 13... ; c., corde ; c.a., capsule auditive ; co., cœur ; c.p., cartilage péribuccal ; c.t., cartilage trabéculaire ; e., encéphale ; f., fentes branchiales ; h., hypophyse ; mbr. 1 à 12, muscles branchiaux 1 à 12... ; mpbr. 4, muscle prébranchial 4 ; o., œil ; pbr 1 à 4, arcs prébranchiaux 1 à 4 ; r.i.X., rameau intestinal du pneumogastrique ; t.n., tube neural ; V_1, nerf profond ; V_{2-3}, nerf trijumeau ; VII, nerf facial ; IX, nerf glossopharyngien ; X, nerf vague ou pneumogastrique.

Le nombre et la morphologie des arcs viscéraux des premiers Vertébrés ne peuvent donc être inférés que de l'étude des connexions organiques fondamentales des formes actuelles. Dans la mesure où l'on peut en dresser une liste à partir de ces données, la série serait la suivante :

1. Après avoir été considéré par son inventeur, White, comme le type d'une classe nouvelle de Prévertébrés, les Euphanérides.

— le premier arc prémandibulaire [1], innervé par le nerf terminal (nerf crânien O) (l'existence de cet arc est bien loin d'être admise par tous) ;

— le deuxième arc prémandibulaire, innervé par la branche ophtalmique du trijumeau (nerf profond), alors indépendante (nerf crânien V, 1) ;

— l'arc mandibulaire (ainsi nommé parce qu'il donnera entre autres choses la mandibule des Gnathostomes), innervé par les rameaux « maxillaire » et « mandibulaire » (pré- et post-trématiques) du même trijumeau (V, 2 et 3) ;

— l'arc hyoïdien (qui donnera l'hyoïde), innervé par le facial (VII) ; (A ce niveau se place la capsule otique. Les arcs suivants sont donc dits métaotiques, par opposition aux arcs prootiques, qui précèdent) ;

— le premier arc branchial proprement dit (c'est-à-dire qu'il restera branchial chez tous les Poissons), innervé par le glossopharyngien (IX) ;

— les arcs branchiaux suivants, en nombre indéterminé, desservis par les divers rameaux qui constitueront le futur nerf X (vague ou pneumogastrique).

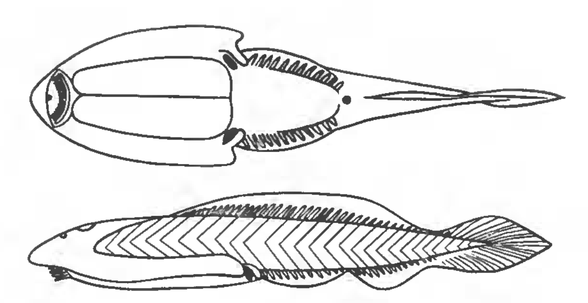


Fig. 9. — Éocraniote, reconstitution, en haut : vue ventrale ; en bas, vue latérale. (D'après Holmgren et Stensiö, 1936).

En ce qui concerne la morphologie de l' « arc viscéral primitif », de grosses difficultés surgissent dès l'abord. On est tenté en effet d'admettre que de l' « Éocraniote » dérivent à la fois et indépendamment les Cyclostomes et les Gnathostomes. Or, si on accepte ce schéma [2], on se heurte nécessairement à une divergence immédiate possible entre les formes conduisant aux uns et aux autres. Dans les deux groupes, les cloisons qui séparent les poches (ou les fentes) branchiales donnent naissance à des feuillets branchiaux complexes, dont la disposition diffère grandement selon les formes. Mais surtout, ces feuillets ne sont pas disposés de même manière par rapport à l'arc cartilagineux qui soutient la cloison ; tandis que, chez les Cyclostomes (fig. 10 A et 11), les branchies sont situées vers l'intérieur des arcs squelettiques (disposition entobranchiate) chez les Gnathostomes (fig. 10 B), les branchies se trouvent à l'extérieur de ceux-ci (disposition ectobranchiate). De cette constatation proviennent l'hypothèse de Dohrn du « transfert des feuillets respiratoires » et la théorie de Sewertzoff, suivant laquelle il faudrait, dès le stade protocraniote, distinguer deux phylums entièrement indépendants : (Proto-) entobranchiates et (Proto-) ectobranchiates. Alors que l'épithélium branchial serait d'origine endodermique dans le premier, il serait ectodermique dans le second.

1. Severtzoff préfère parler d'arcs « prébranchiaux » pour désigner tous les arcs antérieurs au premier branchial vrai des Poissons. Ces arcs sont alors numérotés à l'envers : Prbr 1 pour l'hyoïdien, Prbr 2 pour le mandibulaire, etc.

2. Une hypothèse de l'origine polyphylétique des Vertébrés n'a jamais été sérieusement envisagée.

En fait, les dispositions n'apparaissent pas aussi tranchées. D'une part, il y a fréquemment chez les Sélaciens, outre l'arc squelettique proprement dit — interne aux branchies — un cartilage extra-branchial (exobranchial), situé à l'extérieur de l'arc viscéral. D'autre part, HOLMGREN (1946) a établi que, sur l'embryon de Myxine, certains arcs, le deuxième et peut-être un quatrième (qui avorte), présentent une disposition ectobranchiate [1]. Quant à l'origine ectodermique ou endodermique des feuillets branchiaux, elle est encore très discutée [2].

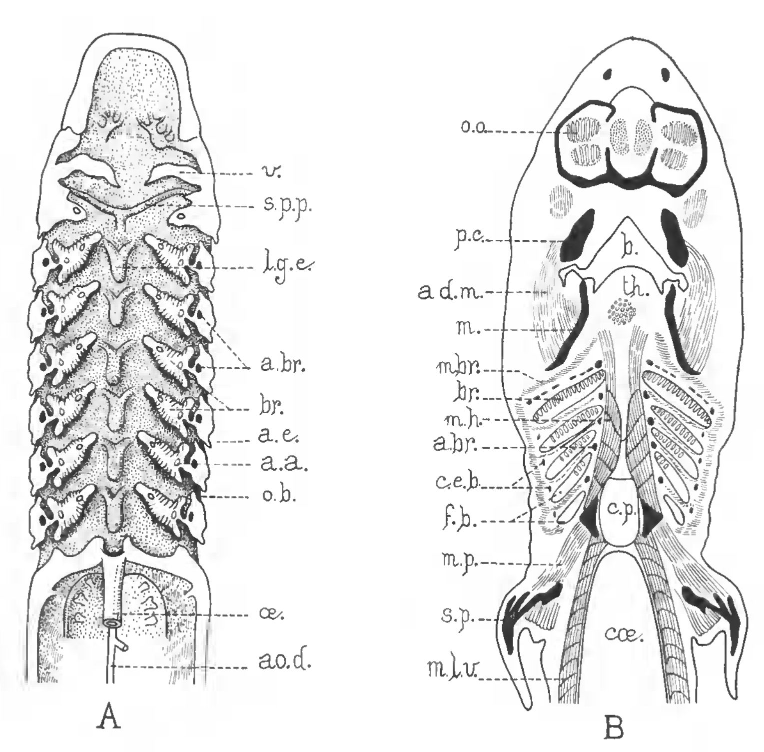


FIG. 10. — Coupes frontales schématiques : A, d'une larve Ammocète, moitié supérieure, vue ventrale (d'après ALCOCK, *in* GOODRICH, 1930, modifié) ; B, d'un embryon de *Mustelus* (d'après VIALLETON, 1911, modifié).

a.a., artère branchiale afférente ; a.br., arcs branchiaux ; ad.m., adducteur de la mandibule ; a.e., artère branchiale efférente ; ao.d., aorte dorsale ; b., bouche ; br., branchies ; c.e.b., cartilages extra-branchiaux ; coe., cœlome ; c.p., cavité péricardique ; f.b., fentes branchiales ; l.g.e., lobes de la « gouttière » épipharyngienne ; m., mandibule ; m.br., muscles branchiaux ; m.h., muscles hypobranchiaux ; m.l.v., muscles latéro-ventraux ; m.p., muscles de la nageoire pectorale ; o.b., orifice branchial ; œ., œsophage ; o.o., organe olfactif ; p.c., palato-carré ; s.p., squelette de la nageoire pectorale ; s.p.p., sillon péripharyngien ; th., thyroïde ; v., velum.

Dans ces conditions, il nous semble qu'il faille admettre, en reprenant ainsi une vieille hypothèse de RATHKE (1832) qui fut longtemps classique, que, les poches viscérales étant en tout état de cause homologues chez les Agnathes et

1. Chez l'Ammocète, tous les arcs présentent la disposition entobranchiate.
2. Lors de l'ouverture des poches branchiales vers l'extérieur, l'ectoderme et l'endoderme viennent évidemment au contact et peuvent contribuer l'un et l'autre à la formation de l'épithélium branchial.

chez les Gnathostomes (quelles que soient les spécialisations ultérieures), ce sont les arcs squelettiques qui ne le sont pas. Il existerait alors typiquement chez les Vertébrés deux sortes d'arcs squelettiques branchiaux, tout comme il existe deux sortes de côtes [1] : l'un, interne ou endobranchial, l'autre externe ou exobranchial. Les deux peuvent exceptionnellement coexister dans une même forme, soit au même niveau (ex. : *Squalus*, fig. 12), soit à des niveaux différents (ex. : embryon de Myxine) de la série viscérale. Mais, en règle générale, c'est l'exobranchial qui subsiste chez les Cyclostomes, et l'endobranchial chez les Gnathostomes. Il n'y aurait donc pas lieu de faire de cette différence un critère primitif et fondamental, et de distinguer strictement, pour cette raison, dès le niveau le plus archaïque, comme le fait Sewertzoff, les « Protoentobranchiates » des « Protoectobranchiates ».

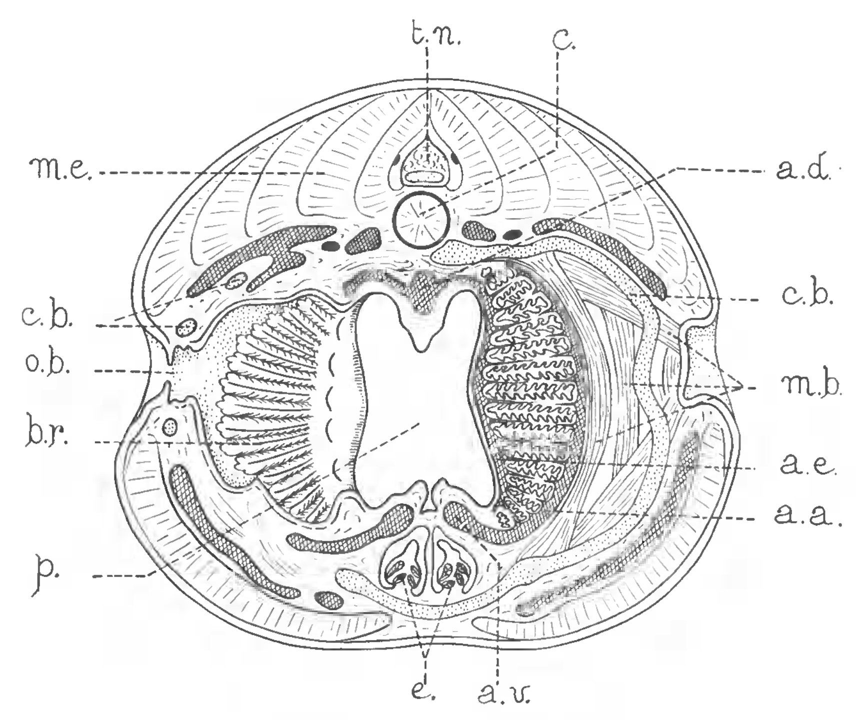


Fig. 11. — Section transversale d'une larve Ammocète dans la région branchiale (semi-schématique, d'après Goodrich, 1930).

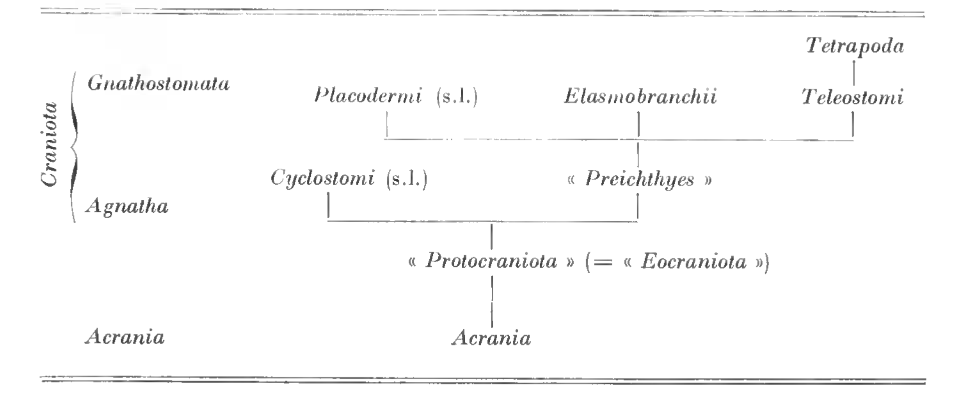
a.a., artère branchiale afférente ; a.d., aorte dorsale ; a.e., artère branchiale efférente ; a.v., aorte ventrale ; br., branchies ; c., corde ; c.b., corbeille branchiale ; e., endostyle ; m.b., muscles branchiaux ; m.e., muscles épisomatiques ; o.b., orifice branchial ; p., pharynx ; t.n., tube nerveux.

Il n'en reste pas moins que d'autres caractères fondamentaux (disposition du canal hypophysaire, structure de la région otique...) incitent à admettre par ailleurs que les ancêtres des Agnathes connus (Cyclostomes) et ceux des Gnathostomes ont dû former très tôt deux lignées distinctes. Il est donc nécessaire d'introduire entre le « Protocraniote » et les plus primitifs des Gnathos-

1. On retrouve ici curieusement une analogie entre arcs branchiaux et côtes, comme un écho de ce qui avait été imaginé par les naturalistes philosophes du siècle dernier.

tomes connus (Placodermes, Acanthodiens, Élasmobranches) un échelon supplémentaire inconnu, pour lequel les théoriciens adoptent volontiers le terme très général de « Préichthyen » (STENSIÖ), de préférence à celui de « Protoectobranchiate » (SEWERTZOFF), jugé trop restrictif. On arrive ainsi au schéma suivant, emprunté à STENSIÖ, où les groupes hypothétiques sont indiqués entre guillemets (tableau II).

Tableau II. — Phylogenèse des principaux groupes de Prévertébrés et de Vertébrés (d'après STENSIÖ, 1969, modifié)
Les groupes hypothétiques sont indiqués entre guillemets



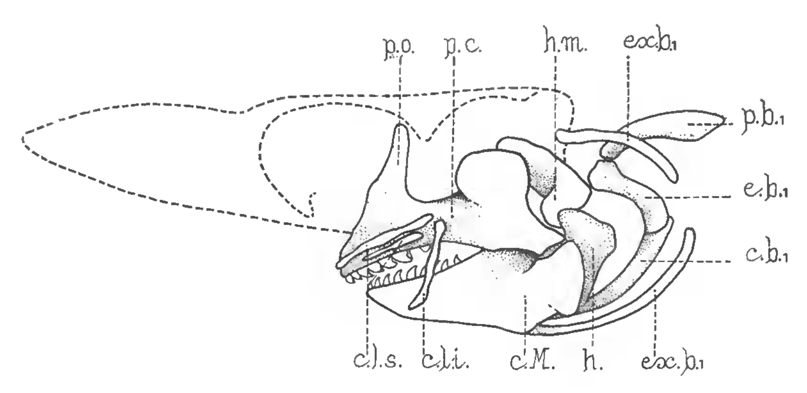


FIG. 12. — *Squalus acanthias*, squelette viscéral, vue latérale (contours du neurocrâne en pointillé) (d'après DEVILLERS, 1958).
c.b.$_1$, cératobranchial du premier arc branchial ; c.l.i., cartilage labial inférieur ; c.l.s., cartilages labiaux supérieurs ; c.M., cartilage de Meckel ; e.b.$_1$, épibranchial du premier arc branchial ; ex.b.$_1$, cartilages extrabranchiaux du premier arc ; h., hyoïde ; h.m., hyomandibulaire ; p.b.$_1$, pharyngobranchial du premier arc branchial ; p.c., palato-carré ; p.o., processus orbitaire.

Cette divergence précoce de deux groupes à évolution indépendante pose évidemment, pour ce qui est de l'homologie des arcs viscéraux dans la série (spécialement les plus antérieurs), de délicats problèmes que nous évoquerons sommairement tout à l'heure. Nous avons d'abord ici à suivre l'évolution des

arcs viscéraux dans la branche préichthyenne, dans laquelle vont se constituer les mâchoires.

Le premier phénomène par lequel elle se distingue, outre la prééminence déjà signalée de l'endobranchial (qui le plus souvent demeure le seul élément squelettique de chaque arc), est la segmentation de cette pièce, sans doute d'abord indivise, en un certain nombre d'éléments articulés, rendus mobiles l'un par rapport à l'autre par des muscles branchiaux différenciés. Nous avons indiqué plus haut pourquoi, selon nous, il paraissait vraisemblable qu'il existât une musculature branchiale primitive (uniquement constrictrice) chez les ancêtres des Vertébrés dès le stade acranien (musculature d'ailleurs indiquée au cours du développement larvaire de l'Amphioxus). L'évolution a donc pu partir d'un stade relativement simple, où chaque arc viscéral squelettique était représenté par une baguette cartilagineuse convexe vers l'extérieur et sa musculature par un unique muscle constricteur (le relâchement étant dû à l'élasticité de l'arc).

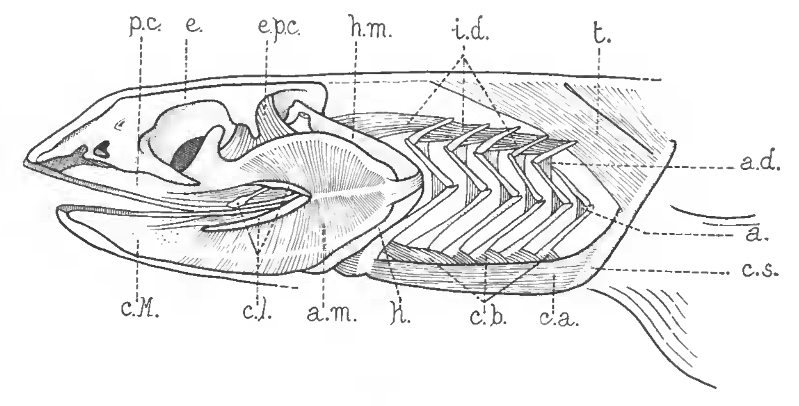


Fig. 13. — *Chlamydoselachus*, crâne et arcs viscéraux avec les muscles branchiaux profonds (d'après Dean *in* Gregory, 1959).

a., muscle adducteur ; a.d., muscle adducteur dorsal (interacual) ; a.m., muscle adducteur de la mandibule ; c.a., muscle coraco-arcual ; c.b., muscles coracobranchiaux ; c.l., cartilages labiaux ; c.M., cartilage de Meckel ; c.s., ceinture scapulaire ; e., endocrâne ; e.p.c., muscle élévateur du palato-carré ; h., hyoïde ; h.m., hyomandibulaire ; i.d., muscles interdorsaux ; p.c., palatocarré ; t., muscle trapèze.

Le perfectionnement de ce mécanisme, sans doute corrélatif de l'acquisition de lames branchiales [1], consiste en l'apparition de trois dispositions certainement connexes : la fragmentation de l'arc squelettique (endobranchial), la diversification du muscle constricteur et l'entrée en jeu d'une musculature dilatatrice antagoniste de la précédente.

Nous ne pouvons nous faire une idée de l'ensemble des modifications qu'en les étudiant à leur aboutissement, chez les plus archaïques des Poissons actuels : les Élasmobranches (cf. fig. 13). L'arc squelettique se trouve ici scindé en segments articulés, l'ensemble figurant un Σ ou W couché, dont le sommet médian ou principal pointe vers l'arrière. Les segments successifs sont : le pharyngo-

1. On ne cherchera pas ici à préciser si les branchies septales constituent le type fondamental, comme l'admet la théorie classique, ou si elles sont elles-mêmes une complication particulière d'un type plus primitif (Sewertzoff).

branchial [1], l'épibranchial, le cératobranchial, l'hypobranchial. Dorsalement libres, les arcs antimériques sont solidarisés ventralement par une pièce médiane, le basibranchial ou copule, dont l'origine embryologique est sans doute distincte.

Quant à la musculature (fig. 13 et 14), à partir de l'ébauche musculaire viscérale de l'embryon, se sont différenciés un constricteur superficiel et des muscles verticaux profonds mobilisant entre eux les segments squelettiques : adducteur dorsal (interarcual) entre pharyngo- et épibranchial, adducteur entre épi- et cératobranchial [2].

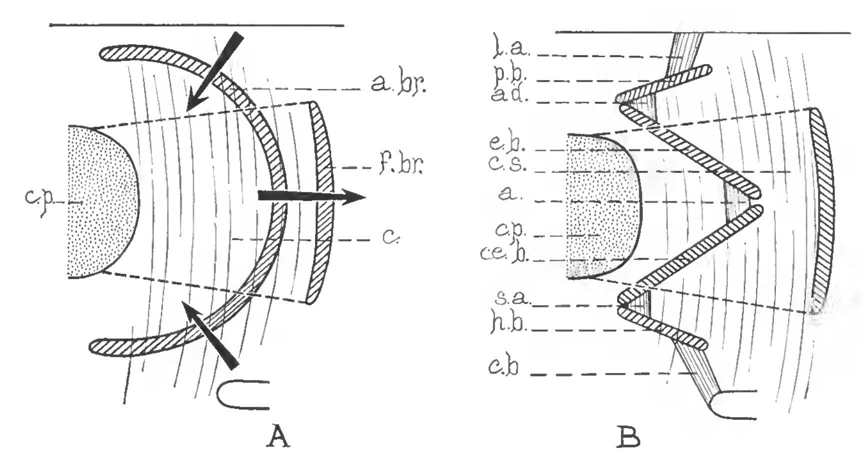


Fig. 14. — Segmentation de l'arc branchial hypothétique originellement continu et différenciations musculaires corrélatives. A, arc branchial primitif ; B, arc branchial de type élasmobranche (d'après Kesteven, 1942, modifié).
a., muscle adducteur ; a.br., arc branchial primitif ; ad., muscle adducteur dorsal ; c., muscle constricteur branchial ; c.b, muscle coraco-branchial ; ce.b., cératobranchial ; c.p., cavité pharyngienne ; c.s., muscle constricteur superficiel ; e.b., épibranchial ; f.br., fente branchiale ; h.b., hypobranchial ; l.a., muscle élévateur de l'arc ; p.b., pharyngobranchial ; s.a., muscle subarcual.

Mais la fragmentation de la baguette arcuale cartilagineuse a fait perdre en grande partie [3] l'élasticité qui permettait l'expansion de la cavité branchiale et créait ainsi, dans les formes primitives, l'appel d'eau. Ce mouvement, lui aussi, doit être devenu progressivement actif. Ce sont ici des muscles extrinsèques, d'origine somitique, qui vont s'attacher aux éléments extrêmes, dorsal et ventral, de l'arc, et deviennent les effecteurs principaux de cette action. Ils forment deux systèmes longitudinaux : supérieur (muscles inter-dorsaux), et inférieur (muscles coracobranchiaux [4], coracomandibulaire et coracohyoïdien).

1. Depuis Holmgren (1943) de nombreux auteurs admettent que le pharyngobranchial était primitivement double (infra et suprapharyngobranchial), comme il l'est chez certains Poissons osseux.
2. Le subarcual (ou ventro-arcual), entre le cérato- et l'hypobranchial, n'existe pas chez les Sélaciens. Nous laisserons de côté le problème des élévateurs et du trapèze.
3. Il faut noter, chez les Élasmobranches, que l'inspiration « mainly results from the elastic recoil of the head skeleton » (Hughes, 1963, p. 23) et que la musculature inspiratrice n'entre en action que pour l'hyperventilation et lors de la capture des proies.
4. L'origine de ces muscles est encore incertaine ; ils ont tour à tour été dérivés des somites du tronc, des somites céphaliques, puis de la partie ventrale de l'ébauche musculaire branchiale. Ils sont innervés tantôt par le plexus cervical (ex. Élasmobranches) tantôt par les nerfs branchiaux IX et X (ex. Téléostéens) (d'après Edgeworth).

Il s'est constitué ainsi un ensemble de deux systèmes antagonistes : l'un primitif, d'origine branchiomérique, essentiellement contracteur et par conséquent expirateur, s'étend verticalement sur toute la longueur de l'arc ; l'autre, dilatateur et par conséquent inspirateur, d'origine somatomérique, longitudinal, est limité à ses deux extrémités. On comprend que ce dispositif, sans doute lentement élaboré au cours de l'évolution préichthyenne, s'ajoutant à l'acquisition de feuillets branchiaux de plus en plus complexes qui multiplient les surfaces d'échange respiratoire, augmente considérablement l'importance du courant d'eau qui traverse les branchies, permet ainsi un métabolisme plus élevé et corrélativement l'accroissement de la taille et de l'activité, tout en autorisant la réduction du nombre des arcs à fonction respiratoire.

La différenciation de l'arc mandibulaire et les premiers Gnathostomes

Nous avons parlé jusqu'ici comme si tous les arcs viscéraux étaient strictement équivalents, la cavité pharyngobranchiale dans son ensemble servant à la fois, grâce au courant d'eau qui la traverse, à l'oxygénation du sang et à la capture des particules nutritives. Sans doute est-ce vrai d'un point de vue strictement théorique. Mais, du point de vue fonctionnel, il n'en est nullement ainsi : dès les formes Agnathes primitives (Protocraniotes), comme semble le suggérer l'exemple de l'Ammocœte, on assiste à une nette tendance à la différenciation, suivant le principe de la « division du travail », cher à Milne-Edwards et, plus tard, à Ray-Lankester. A mesure de l'évolution, il est normal, en vertu de ce principe, que les plus antérieures des structures pharyngiennes se soient spécialisées dans le rôle nutritif, laissant aux plus postérieures l'essentiel du rôle respiratoire. On a affaire ici à un phénomène du même genre que celui qu'on observe, par exemple, chez les Arthropodes, où les appendices, assurant à la fois deux fonctions, nutrition et locomotion (sans parler de la respiration) se différencient à mesure de l'évolution en pièces masticatrices antérieures et pattes locomotrices postérieures. Ici aussi cette évolution va d'ailleurs de pair avec le processus de céphalisation : stomocéphalon (tête buccale) et neurocéphalon (encéphale) s'édifient et se perfectionnent de concert.

Tandis que les arcs viscéraux postérieurs (métaotiques), se réduisant en nombre par l'arrière et se compliquant dans leur structure branchiale, en viennent à assurer l'essentiel de la fonction respiratoire, les antérieurs, prootiques, vont subir des modifications dont la plus évidente affecte le troisième de la série théorique, l'arc mandibulaire, qui se transforme en une pince préhensile, adaptée à la saisie et à la rétention de proies plus ou moins volumineuses, mieux appropriées à l'alimentation d'animaux plus grands et plus actifs. Nous verrons plus loin ce qu'il advint des arcs antérieurs. Quant à l'arc hyoïdien, pris entre les deux régions fonctionnelles, il va « flotter » entre l'une et l'autre, tendant à s'intégrer lui aussi peu à peu dans la région antérieure (cf. *infra* : suspension de la mandibule).

Le principe de cette transformation est simple : les deux segments médians ou principaux de l'arc mandibulaire, l'épimandibulaire et le cératomandibulaire, formant entre eux un angle ouvert en avant, et mobilisés l'un sur l'autre par un puissant muscle adducteur, vont devenir les deux mors de la pince (palatocarré et cartilage mandibulaire *s.str* = cartilage de Meckel), tandis que les éléments extrêmes, dont l'importance est d'ailleurs minime, disparaissent

ou s'intègrent aux formations squelettiques voisines. L'ouverture de la mâchoire est assurée par une spécialisation de la musculature coracoarcuale (coracomandibulaire), ici d'origine certainement spinale (hyposomatique).

En fait, l'hypothèse s'est beaucoup compliquée par rapport à ce schéma initial, car la plupart des auteurs, par un louable esprit de cohérence, ont voulu retrouver avec précision les traces des éléments théoriques manquants. Des vestiges des pièces hypo- et basimandibulaires ont été reconnus, en particulier chez les Sélaciens, dans la région symphysaire. Mais la destinée du pharyngomandibulaire est plus incertaine. Pour Sewertzoff, il se serait intégré au palatocarré, dont il représenterait le processus orbitaire.

Une difficulté supplémentaire résulte de l'affirmation de Holmgren, suivant lequel il existe typiquement deux éléments pharyngobranchiaux (infra- et supra-) pour chaque arc. Jarvik (1954) admet qu'ils se sont intégrés, l'un, l'infrapharyngomandibulaire, à l'endocrâne (trabécule), l'autre, le suprapharyngomandibulaire, au palatocarré (*processus ascendens*). Enfin — dernière complication — divers auteurs (Jaekel, 1925 et 1927 ; Jarvik, 1954 ; Stensiö, 1969...) pensent que la portion antéro-latérale du palato-carré (*pars autopalatina*) correspond à l'épiprémandibulaire, qui se serait ainsi fusionné à l'épimandibulaire pour former le palato-carré (cf. aussi, *infra* : destinée des arcs prémandibulaires).

On peut se représenter comme suit le début du processus de formation de la mandibule.

Avec l'apparition du dispositif squelettique et musculaire décrit ci-dessus (inspiration et expiration également actives), la succion créée lors de l'inspiration de l'eau dans la cavité pharyngienne devint progressivement capable d'entraîner de petits êtres nectoniques : c'est là le premier pas vers une discrimination dans le prélèvement de la nourriture, l'ébauche d'une prédation. Les proies devenant plus volumineuses, un système de filtration mécanique (branchicténies) put s'établir, se substituant au système de la « filtration muqueuse ». Mais comment, à partir d'un tel type d'alimentation par succion, se développèrent les mâchoires ?

Pour Denison (1961), le fait déterminant fut un agrandissement de la bouche pour permettre la prise d'aliments plus gros. L'accroissement de cette bouche vers l'arrière l'amena au contact du premier, puis du deuxième arc branchial (mandibulaire : Denison semble n'admettre l'existence primitive que d'un seul arc prémandibulaire). Cette hypothèse nous paraît peu plausible : on voit mal comment, au début, une telle bouche sans mâchoire aurait pu saisir. Chez les Poissons actuels, nombreuses sont les formes chez lesquelles la succion joue un rôle essentiel dans la capture des proies. Chez celles-ci, les mâchoires, même lorsqu'elles sont bien dentées, n'interviennent pratiquement pas dans la préhension des petites proies : elles servent essentiellement à retenir celles-ci, qui sont littéralement aspirées dans le gosier. On peut penser, avec Schmalhausen (1968), que tel était le rôle primitif de l'arc (ou des arcs) le plus antérieur, et cet usage fut vraisemblablement à l'origine du développement des mâchoires. La bouche ne fit qu'accompagner l'évolution des arcs branchiaux les plus antérieurs.

Mais, si nous écartons l'hypothèse de Denison, pourquoi l'arc affecté par la transformation n'a-t-il pas été le premier de la série, mais seulement l'un des suivants (le deuxième, le troisième, ou même au delà, suivant qu'on admet l'existence primaire d'un ou de deux arcs prémandibulaires, voire davantage) ? C'est ici qu'intervient peut-être indirectement le phénomène de céphalisation,

dont nous indiquions tout à l'heure qu'il était corrélatif du phénomène de la formation des mâchoires. De Beer (1931) remarque en effet que la croissance du cerveau, liée à l'augmentation de sa complexité architecturale — phénomène essentiel de l'évolution des Vertébrés [1] dès leur origine — détermine, à la limite de la région chordale et de la région préchordale de l'encéphale [2] une

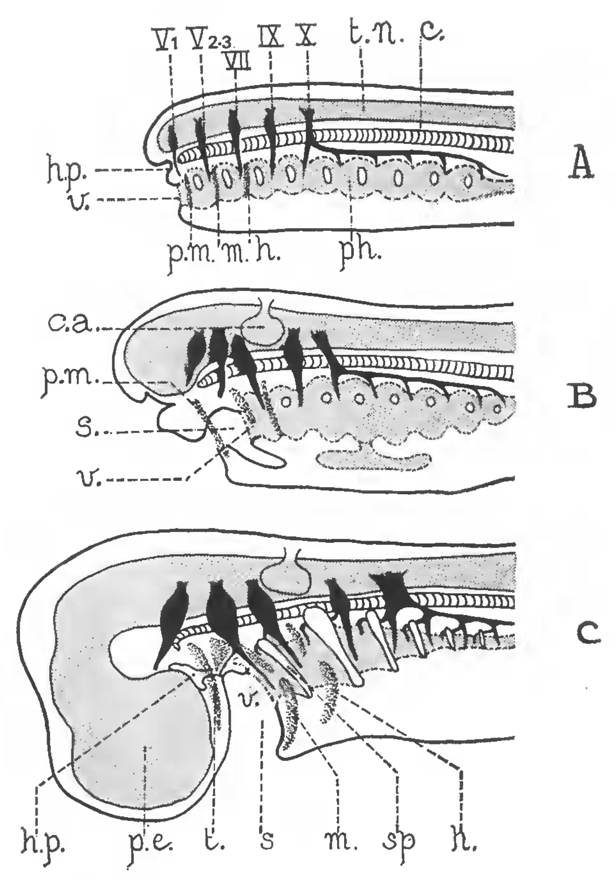


Fig. 15. — Rapports de la bouche, des arcs viscéraux, des fentes branchiales et des racines dorsales des nerfs crâniens chez : A, un Cordé ancestral ; B, la larve Ammocète de la Lamproie ; C, un embryon de *Scyllium* (d'après de Beer, 1931).

c., corde ; c.a., capsule auditive ; h., arc hyoïdien ; h.p., hypophyse ; m., arc mandibulaire ; p.e., prosencéphale ; ph., pharynx ; p.m., arc prémandibulaire ; s., stomodéum ; sp, spiracle ; t., trabécule ; t.n., tube neural ; v., velum ; V_1, nerf profond ; V_{2-3}, nerf trijumeau ; VII, nerf facial ; IX, nerf glossopharyngien ; X, nerf vague ou pneumogastrique.

flexure en direction ventrale (fig. 15), ce qui a pour effet d'amener le cerveau antérieur (acrencéphale) à proximité des premiers arcs (prémandibulaires). Cette proximité aurait induit la disparition de fait, ou plutôt, comme on le

1. Et en général des phylums à vie errante, symétrie bilatérale et métamérie sérielle (Annélides, Arthropodes,...).
2. Limite correspondant à la région pituitaire.

verra, l'annexion au neuroerâne, de la partie la plus antérieure du splanehno-crâne.

Hormis eette eireonstanee extrinsèque, il n'est pas impossible d'imaginer que le ou les ares prémandibulaires auraient pu devenir, fût-ee provisoirement, les mâehoires fonetionnelles, et divers auteurs ont admis qu'il avait pu en être ainsi (Sewertzoff — fig. 16 —, Schaeffer...). Ce dernier (1965) eonçoit même le développement de différents types de mâehoires, dans plusieurs phylums de Prégnathostomes et même de Gnathostomes. Ceux-ei s'éteignirent, ear il leur manquait la eombinaison particulière des divers earactères qui firent le sueeès de la lignée survivante (on peut penser, par exemple, à la téleneéphalisation, ou aux possibilités natatoires permises par le développement des appendiees pairs et impairs).

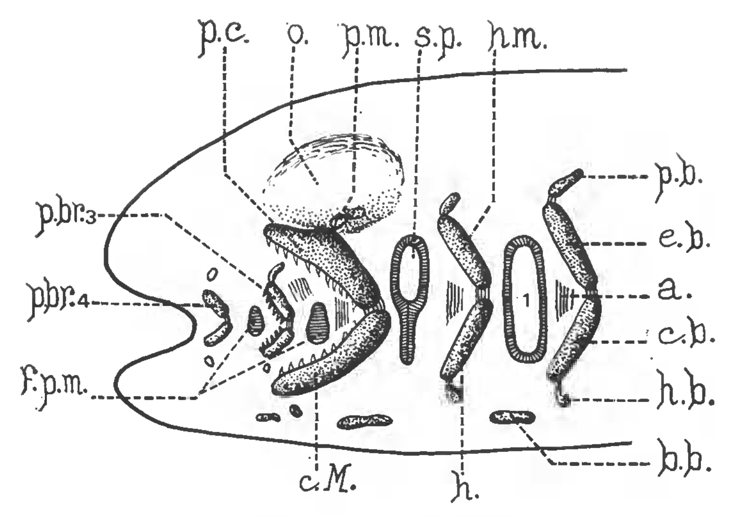


Fig. 16. — Protognathostome, partie antérieure de l'appareil viscéral, vue latérale (d'après Sewertzoff, *in* Corsy, 1933).

a., muscle adducteur ; b.b., basibranchial ; c.b., cératobranchial ; c.M., cartilage de Meckel (cératomandibulaire) ; e.b., épibranchial ; f.p.m., fentes prémandibulaires ; h., hyoïde (cérato-hyoïdien) ; h.b., hypobranchial ; h.m., hyomandibulaire (épihyoïdien) ; o., orbite ; p.b., pharyngobranchial ; p.br. $_{3-4}$, arcs prébranchiaux 3 et 4 (prémandibulaires) ; p.c., palato-carré (épimandibulaire) ; p.m., pharyngomandibulaire (processus orbitaire du palato-carré ?) ; sp., spiracle ; 1, première fente branchiale (hyobranchiale).

Nous quittons ici les animaux hypothétiques et rejoignons les premiers groupes de Gnathostomes eonnus. Les plus anciens sont les Acanthodiens, apparus au Silurien supérieur, époque où s'épanouissent par ailleurs les Ostraeodermes. Il paraît exelu qu'ils puissent être issus d'une forme quelconque, même très primitive, de eeux-ei. Ils doivent être plutôt les descendants d'une lignée d'Agnathes ineonnus, eux-mêmes enraeinés au niveau des Vertébrés primitifs (Protoeraniotes). On a vu plus haut eomment pouvait se eoneevoir l'évolution des modes d'alimentation dans eette lignée. Il nous reste à tenter de définir les eonditions méeaniques de l'évolution des mâchoires. Entre l'are viseéral primitif et l'are mandibulaire différeneié tel que nous le eonnaissons, par exemple, ehez les Sélaeiens, il a dû exister une série de stades intermédiaires.

C'est l'un de ces stades (bien tardif cependant) que WATSON (1937) a pensé trouver chez les Acanthodiens (et aussi chez les Arthrodires).

Chez les Poissons actuels, la bouche s'est fendue vers l'arrière ; la fente spiraculaire (entre arc mandibulaire et arc hyoïdien), quand elle existe (Élasmobranches), se réduit à sa portion dorsale ; l'arc hyoïdien s'est spécialisé, on le verra, et participe par sa portion dorsale à la suspension de la mandibule. Il a donc dû exister un stade où la fente spiraculaire était entièrement ouverte ; l'arc hyoïdien, semblable aux arcs branchiaux, n'aurait eu aucun contact avec les mâchoires. C'est un tel stade, à arc hyoïde libre (aphétohyoïdien), dont les Acanthodiens nous fourniraient l'exemple (fig. 17 et 19).

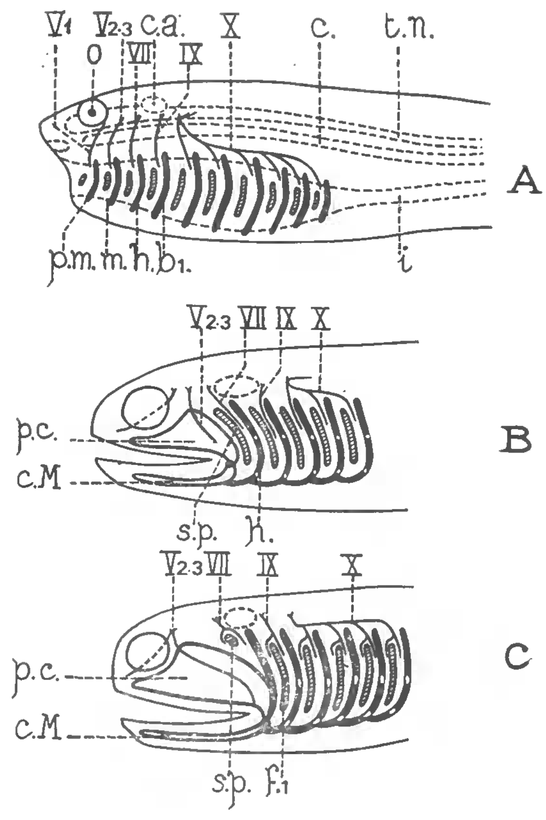


FIG. 17. — Schéma de l'évolution des arcs viscéraux et des mâchoires chez les Vertébrés inférieurs. A, Céphalaspide ; B, Acanthodien (dans l'hypothèse de l'aphétohyoïdie) ; C, Élasmobranche (d'après WESTOLL, *in* YOUNG, 1950).

c., corde ; c.a., capsule auditive ; c.M, cartilage de Meckel ; b_1, premier arc branchial ; $f._1$, première fente branchiale ; h., arc hyoïdien ; i, intestin ; m., arc mandibulaire ; o, œil ; p.c., palato-carré ; p.m., arc prémandibulaire ; sp., spiracle ; t.n., tube neural ; V_1, nerf profond ; V_{2-3}, nerf trijumeau ; VII, nerf facial ; IX, nerf glossopharyngien ; X, nerf vague ou pneumogastrique.

Le problème de l'aphétohyoïdie des Acanthodiens a donné lieu à de nombreuses discussions (cf. HEYLER, 1962 et 1969). Il semble d'ailleurs y avoir une certaine indépendance entre les deux termes définissant l'aphétohyoïdie intégrale : arc hyoïdien simple, ne participant pas à la suspension de la mâchoire,

et fente spiraculaire complète (Holmgren, 1942). On ne sait pas avec certitude si les Acanthodiens présentaient les deux caractères, mais il paraît très vraisemblable qu'un tel dispositif a existé chez l'un des groupes ancêtres des Gnathostomes. Il n'est d'ailleurs pas entièrement hypothétique : on le trouve réalisé à un certain stade de l'embryon des Élasmobranches (Holmgren, 1942). Le problème de la suspension des mâchoires sera examiné tout à l'heure.

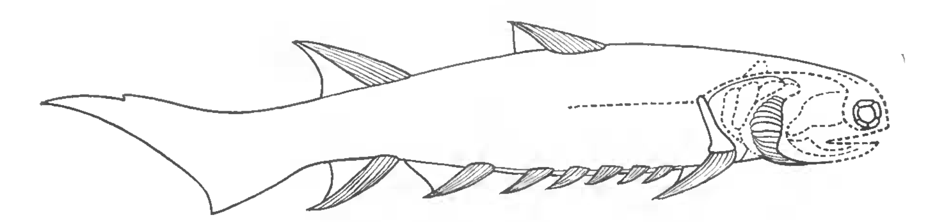


Fig. 18. — *Euacanthodus* (Acanthodien), reconstitution, vue latérale (d'après Watson, 1937).

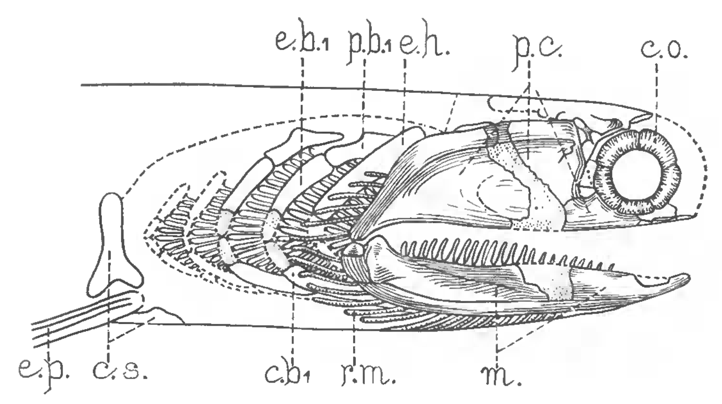


Fig. 19. — *Acanthodes*, reconstitution du squelette viscéral, vue latérale (d'après Watson, 1937, modifié).

c.o., anneau osseux circumorbitaire ; c.b$_1$, cératobranchial du premier arc branchial ; c.s., ceinture scapulaire ; e.b.$_1$, épibranchial du premier arc branchial ; e.h., épihyoïdien ; e.p., épine pectorale ; m., mandibule ; p.b.$_1$, pharyngobranchial du premier arc branchial ; p.c., palato-carré ; r.m., rayons mandibulaires.

Les Acanthodiens (fig. 18 et 19) sont des Poissons de taille relativement petite (10 à 30 cm) au corps allongé. Ils possédaient pour la plupart une large bouche et leurs mâchoires étaient le plus souvent garnies de dents hautes et pointues. C'étaient des prédateurs, se nourrissant d'autres Poissons ou d'Invertébrés (Denison, 1960 et 1961). Un spécimen conservé au British Museum contient un petit *Cephalaspis* qui apparemment avait été avalé. Même les formes dépourvues de dents devaient être prédatrices (reste d'*Estheria* et de petits Paléoniscides dans l'abdomen d'*Acanthodes* : Watson, 1937). En retour, les Acanthodiens de petite taille servaient de proie à certains Actinoptérygiens (petit Acanthodien dans la gueule d'un gros *Elonichtys*).

Les Arthrodires (*s.l.*) apparaissent, comme les Acanthodiens, au Silurien supérieur et sont déjà représentés à cette époque par des formes très spécialisées appartenant à des lignées différentes (cf. Stensiö, 1969). Ce sont, comme les Ostracodermes, des formes cuirassées, qui vivaient sans doute près du fond. La cuirasse comprend deux parties, une céphalique et une thoracique, s'articulant grâce à deux condyles symé-

triques, tandis que la région postérieure était recouverte d'écailles. Certaines formes (ex. : *Coccosteus* — fig. 20 et 21 —, *Dunkleosteus*) possédaient une bouche armée d'excroissances osseuses tranchantes, et étaient vraisemblablement prédatrices. L'articulation du bouclier permettait au crâne de se mouvoir vers le haut, agrandissant ainsi l'ouverture buccale et facilitant la capture et l'ingestion des proies (MILES, 1967) ; d'autres possédaient une denture broyeuse (Ptyctodontes) et pouvaient se nourrir d'Invertébrés à coquille. Les *Dolichothoraci* étaient dans l'ensemble des animaux benthoniques et devaient ingérer de la bouc. Les Antiarches se nourrissaient de la même façon (DENISON, 1961).

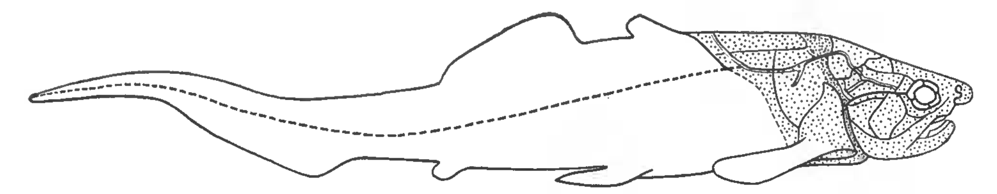


FIG. 20. — *Coccosteus* (Arthrodire), reconstitution en vue latérale (d'après STENSIÖ, 1969).

STENSIÖ a, semble-t-il, définitivement établi que l'hypothèse de WATSON concernant l'aphétohyoïdie ne s'appliquait pas au cas des Arthrodires. Leur mâchoire était engainée d'os dermiques qui ne paraissent pas exactement homologues de ceux des autres Gnathostomes, ce qui confirme leur ancienneté et leur isolement dans la classification.

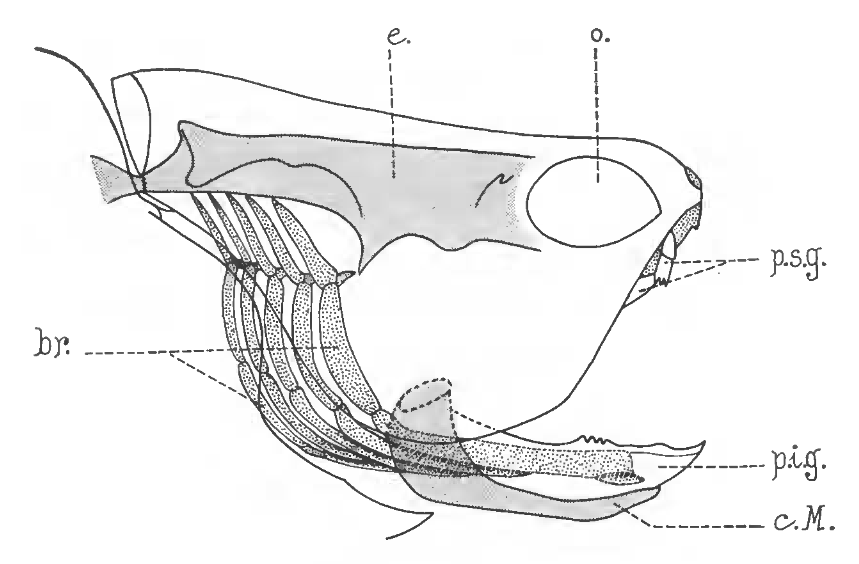


FIG. 21. — *Coccosteus* (Arthrodire), reconstitution de la tête en vue latérale, bouche ouverte. Le palato-carré et l'arc hyoïdien ne sont pas figurés (d'après MILES, 1967).
br., arcs branchiaux ; c.M., cartilage de Meckel ; e., endocrâne ; o., orbite ; p.i.g., plaque inférognathale ; p.s.g., plaques supérognathales.

Enfin, les derniers groupes de Chondrichthyens, ceux des Élasmobranches (Requins, Raies) et des Holocéphales (Chimères) apparaissent plus tardivement et sont encore largement représentés actuellement. Leur anatomie est trop con-

nue pour que nous y insistions ici, de même que celle des autres Poissons (« Téléostomes »), en lesquels l'évolution des mâchoires, désormais uniformément revêtues d'os dermiques, qui recouvrent les éléments primitifs de l'arc mandibulaire ou se substituent à eux, se poursuit selon une voie nouvelle qu'il n'est pas dans notre propos de développer ici.

(à suivre)

Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum